BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

sciences de la terre

9

N° 51 MAI - JUIN 1972

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Pr M. Vachon.

Comité directeur : Prs Y. Le Grand, C. Lévi, J. Dorst.

Rédacteur général : Dr. M.-L. Bauchot.

Secrétaire de rédaction : Mme P. Dupérier.

Conseiller pour l'illustration : Dr. N. Hallé.

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements :

Abonnement Général : France, 260 F ; Étranger, 286 F.
Zoologie : France, 200 F ; Étranger, 220 F.
Sciences de la Terre : France, 50 F ; Étranger, 55 F.
Sciences de l'Homme : France, 45 F ; Étranger, 50 F.
Botanique : France, 40 F ; Étranger, 44 F.
Sciences Physico-Chimique : France, 15 F ; Étranger, 16 F.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 51, mai-juin 1972, Sciences de la Terre 9

Sur la découverte de Characidae dans l'Éocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes)

par H. Cappetta, D. E. Russell, J. Braillon *

Résumé. — De petites dents de Poissons, récoltées par lavage-tamisage dans des sédiments de l'Éocène inférieur de France, sont les plus anciens restes attribuables avec certitude à la famille des Characidae. C'est, en outre, la première fois que des représentants de cette famille sont signalés en Europe et même dans la région paléarctique. Ces dents sont décrites et comparées à celles du genre actuel africain *Alestes*, ce qui permet d'émettre quelques considérations sur l'évolution dentaire du groupe. En conclusion, sont examinées les conséquences paléogéographiques de cette découverte.

Abstract. — Small fish teeth, recovered by screen-washing from early Eocene sediments of France, are the oldest remains referable with certainty to the family Characidae. Moreover, it is the first time that representatives of this family have been noted in Europe or, for that matter, in the Palearctic region. These teeth are described and compared with those of the living African genus *Alestes*, which permits the presentation of some reflections on the dental evolution of the group. Examined in conclusion are the paleogeographic consequences of this discovery.

INTRODUCTION

La famille des Characidae comprend actuellement un nombre considérable de genres et d'espèces localisées aux eaux douces des régions tropicales et subtropicales de l'Amérique du Sud, de l'Amérique centrale et de l'Afrique. Ce groupe a fait l'objet d'études nombreuses, mais, malgré cela, les relations phylétiques entre les différentes sous-familles ne sont pas toujours claires et ceci pour deux raisons : d'une part les caractères liés à la convergence cachent le plus souvent les rapports réels entre les diverses sous-familles, d'autre part l'histoire paléontologique du groupe nous est très mal connue à l'heure actuelle et de nombreux documents fossiles rapportés aux Characidae sont sujets à caution. Ces dernières années, des gisements du Tertiaire ancien du Bassin de Paris et du Languedoc ont

* H. Cappetta, Équipe de Recherche associée au CNRS nº 261, « Évolution des Vertébrés », *Laboratoire de Paléontologie, Université de Montpellier II, Place E. Bataillon, 34000 Montpellier.*
D. E. Russell, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.*
J. Braillon, *4, rue Saint-Paul, 60000 Beauvais.*

livré par lavage-tamisage des dents de petite taille et de formes curieuses qui appartiennent indiscutablement à la famille des Characidae [1].

La localisation géographique et stratigraphique des gisements où ont été récoltées des dents de Characidae est la suivante :

— *Mas de Gimel :* situé à 700 mètres environ au sud-ouest de la ferme Gimel (Hérault), dans les lotissements résidentiels de la Paillade près de Montpellier (Cappetta *et al*, 1968). Le gisement est inclus dans un ensemble marno-ligniteux, au-dessous d'un calcaire lacustre (Lutétien ?) et au-dessus d'une brèche à gros blocs et ciment argileux (d'âge éocène), qui repose elle-même sur du calcaire jurassique. Sa faune est proche de celle de Grauves (voir *infra*) et de Messel (Allemagne : Éocène moyen précoce ou Éocène inférieur tardif) [2].

— *Grauves :* carrière située à environ 1,5 km au nord-ouest du village de Grauves (Marne) sur un chemin de vigne. Le niveau fossilifère se trouve dans les sables à Unios et Térédines, à leur partie supérieure, au-dessous des calcaires lutétiens continentaux. Feugueur (1963) considère que ces sables sont équivalents aux sables de Cuise-la-Motte (stratotype du Cuisien), opinion remise en doute par Thaler (comm. pers., 1971).

— *Sézanne-Broyes :* localité située à environ 1,5 km au nord-est de Sézanne (Marne), sur la D 39 en direction du village de Broyes. Les restes fossiles sont dispersés dans plusieurs couches de sables fins, chargés de limonite, mais essentiellement de nature calcaire. Pour Feugueur (*ibid.*), ces sables sont à rattacher aux sables cuisiens des environs d'Épernay (sables à Unios et Térédines). Louis (1970) pense que les couches fossilifères de Sézanne-Broyes pourraient être l'équivalent d'un niveau bas des sables à Unios et Térédines, donc légèrement plus anciennes que celles de Grauves.

— *Condé-en-Brie :* carrière située à environ 400 mètres à l'ouest de Condé-en-Brie (Aisne), sur une piste qui part de la D 4 dirigée vers Saint-Eugène. La couche contenant les débris de Vertébrés est un falun coquillier enfermé dans un ensemble sableux (4 m au-dessus et plus de 2,50 m en dessous), à environ 10 mètres au-dessus des marnes sparnaciennes (Louis, 1966). Comme celui d'Avenay (voir *infra*), le gisement de Condé-en-Brie se situe au-dessus des formations classiquement attribuées au Sparnacien. Cependant, par certains caractères évolutifs de sa faune mammalienne, il montre une étroite parenté avec d'autres gisements d'âge indiscutablement sparnacien. Un certain nombre d'espèces à affinités sparnaciennes se seraient donc prolongées dans des niveaux stratigraphiquement d'âge cuisien.

— *Avenay :* carrière située à environ 1,5 km au nord d'Avenay-Val d'Or (Marne), à 500 mètres à l'ouest de la D 271 dirigée vers Germaine, sur un chemin de vigne. Les os et les dents fossiles sont dispersés dans un sable argileux à coquilles qui surmonte directement les marnes du Sparnacien (voir Louis, 1970 ; Michaux, 1964). Ce gisement semble chevaucher la limite Sparnacien-Cuisien.

— *Mutigny :* carrière située à environ 1,5 km à l'ouest de Mutigny (Marne) sur un chemin de vigne. Les restes de Vertébrés se trouvent dans des argiles sableuses à coquilles, au-dessous des lignites du Sparnacien (Louis, 1970). La faune de Mutigny, comme celle, plus ancienne, de Dormaal (Belgique), représente assez complètement la gamme des Vertébrés qui caractérisent le Sparnacien.

Avec cette faune de Mutigny s'annonce l'apparition en Europe des Characidae. Nous pouvons suivre ces Poissons en montant l'échelle géologique, avec les points de repère successifs que constituent les gisements d'Avenay, Condé-en-Brie, Grauves et le Mas de Gimel. D'après le témoignage de ces gisements, leur existence sur le continent européen n'aurait duré que 4 millions d'années environ.

1. Les auteurs adressent leurs vifs remerciements au Professeur Th. Monod qui a, le premier, déterminé ces restes et qui n'a cessé d'encourager ce travail ; aux Professeurs G. S. Myers et S. H. Weitzman qui, par l'envoi de renseignements inédits et de travaux personnels, ont contribué à la réalisation de cette note.

2. Postérieurement au dépôt de ce manuscrit, de nombreuses dents de Characidae ont été récoltées à Saint-Clément-la-Rivière (près de Montpellier), ce qui confirme leur présence dans l'Éocène inférieur du Languedoc.

CHARACIDAE FOSSILES

Les restes les plus complets et les plus abondants de Characidae ont été récoltés en Amérique du Sud dans des niveaux qui s'étagent du « Tertiaire inférieur » au Plio-Pléistocène.

En 1898, Woodward décrit deux espèces, provenant du Tertiaire de la région de Sao Paulo (Brésil), qu'il range dans le genre actuel *Tetragonopterus* (*T. ligniticus* et *T. avus*). En 1907, Jordan crée le genre *Eobrycon* pour cette dernière espèce.

En 1929, Eigenmann et Myers fondent le genre *Lignobrycon* pour *T. ligniticus* et créent une espèce nouvelle, *Eobrycon branneri*.

En 1946, Silva Santos décrit une espèce nouvelle, *Lignobrycon altus*.

En 1947, Schaeffer rattache les espèces *avus*, *branneri* et *ligniticus* au genre *Eobrycon*.

En 1955, Travassos et Silva Santos considèrent qu'*Eobrycon branneri* est synonyme d'*E. avus* et ils rangent cette dernière espèce dans le genre actuel *Brycon* ; *E. ligniticus* est rattaché au genre actuel *Triportheus* ; enfin, ils décrivent deux espèces nouvelles appartenant à des genres actuels : *Astyanax unicus* et *Curimata mosesi*. Ces mêmes auteurs décrivent, en 1956, une espèce et un genre nouveaux, sur du matériel récolté dans le Tertiaire inférieur de l'État de Nova-York, Brésil : *Procharax minor*.

Très récemment, Moncharmont Zei (1970) a repris l'étude des Characidae de la région du Sao Paulo conservés au Musée Paléontologique de l'Université de Naples, et il a rangé, comme Schaeffer, les espèces *ligniticus*, *branneri* et *avus*, dans le genre *Eobrycon*.

En 1919, Cockerell décrit le genre nouveau *Erythrinolepis* pour des écailles du Crétacé supérieur marin de Californie et du Wyoming et, en 1921, il fonde le genre *Characilepis* sur des écailles provenant du « Tertiaire » (Miocène lacustre pour Cockerell, 1921, et Crétacé supérieur marin pour Schaeffer, 1947) de Huacho, Pérou. Toutefois, David, en 1946, émet des doutes sur l'appartenance d'*Erythrinolepis* aux Characidae.

En 1938, Piton décrit deux « Characidae » nouveaux du Paléocène de Menat (Puy-de-Dôme) : *Prohydrocyon pellegrini* et *Procharacinus arverniensis*, mais Weitzmann (1960) a montré que ces Poissons étaient vraisemblablement des Thaumaturidae. En Afrique, il semble qu'*Hydrocyon* soit le plus ancien Characidae fossile ; il a été signalé par Weiler (1926) dans le Pliocène moyen d'Égypte et par Greenwood (1959), dans le Pléistocène inférieur du lac Edward (Zaïre), sur des dents isolées. White (1937) a également décrit une espèce d'*Alestes* (*A. junneri*) dans le Tertiaire récent des terrasses du Lac Bosumtwi, Ashanti (Ghana).

Il faut enfin signaler pour mémoire l'attribution aux Characidae, par Eastman (1917), des genres *Onchosaurus*, *Ischirhiza* et *Gigantichthys* qui sont en fait des Sélaciens du Crétacé supérieur (Ganopristinae).

Ce bref examen des formes fossiles jusqu'ici décrites permet de constater :

1) que la présence de Characidae fossiles dans le Crétacé supérieur est douteuse ;

2) que les « Characidae » de Menat sont en fait des Thaumaturidae ;

3) que les plus anciennes formes connues de la famille ont été récoltées dans le Tertiaire inférieur du Brésil, sans précision de niveau malheureusement ;

4) que les Characidae du Bassin Parisien sont les plus anciens et les seuls récoltés jusqu'ici dans le domaine paléarctique.

Les dents d'*Alestes* actuel

Avant de décrire les dents fossiles récoltées dans le Bassin Parisien nous allons voir rapidement la dentition du genre *Alestes*.

A la mâchoire supérieure, les dents sont portées sur les prémaxillaires ; on en compte sept par demi-mâchoire, réparties en deux rangées : une rangée externe de trois dents tricuspides, assez espacées (I-1 à I-3), et une rangée interne de quatre dents de forme variable (II-1 à II-4) d'après Monod (1950*a*).

II-1 (voir pl. II, fig. 13 et 14) : dent nettement plus longue que large, portant une forte cuspide postérieure bien détachée. Le tranchant commissural est formé de quatre denticules bas et obtus, peu séparés les uns des autres ; à l'avant, on observe une cuspide aiguë, sans tranchant, de forme conique, portant à sa base et à l'extérieur un cingulum net ; le côté symphysaire porte deux cuspides coniques aiguës encadrées par deux dépressions, une antérieure réduite, et une postérieure, plus large et plus profonde, mettant en communication avec l'extérieur la dépression de la couronne.

II-2 : cette dent a une forme de triangle isocèle à sommet dirigé vers l'arrière. A l'avant, on observe deux cuspides coniques, bien individualisées, séparées par un sinus antéro-postérieur. La cuspide postérieure est forte et largement unie aux tranchants latéraux faiblement crénelés, qui se recourbent à l'avant pour former un cingulum à la base des cuspides antérieures.

II-3 : la dent est très allongée dans le sens antéro-postérieur avec un tranchant interne légèrement incurvé se retournant vers l'extérieur aux extrémités. La dépression de la couronne s'ouvre très largement sur l'extérieur.

II-4 : cette dent, moins développée que la précédente, est réduite à une lame tranchante faiblement découpée et incurvée.

A la mâchoire inférieure, les dents sont portées sur les dentaires et sont en nombre plus réduit : on en compte cinq par demi-mâchoire, en deux rangées.

Les deux premières dents de la rangée externe (I-1 et I-2) sont de forme triangulaire avec une cuspide antérieure bien développée, tranchante, largement unie aux tranchants latéraux formés de 1 à 2 denticules obtus. La dent, dans sa région postérieure, est largement ouverte. La dent suivante (I-3) est beaucoup plus réduite et dissymétrique, sa région antérieure étant moins développée que sa région postérieure. Elle présente une cuspide principale et quelques denticules latéraux de taille décroissante vers les bords. Morphologiquement, elle dérive d'une dent de type I-1 (ou I-2) par ouverture de l'angle antérieur et étirement transversal. La dent postérieure I-4 est très réduite et se résoud à une simple lame faiblement crénelée. La rangée interne se limite, par demi-mâchoire, à une dent conique recourbée vers l'intérieur et placée près de la symphyse, tout contre la partie postérieure de I-1.

La dentition des Characidae actuels a fait l'objet de travaux assez nombreux sur des genres africains et américains. Malgré cela, une controverse subsiste sur les dents de remplacement et sur le caractère primitif ou évolué des dents multicuspidées.

Les travaux de Monod (1950*a*) sur la dentition d'*Alestes* appellent quelques remarques. Cet auteur appelle « dents incluses » les dents aujourd'hui considérées comme dents de remplacement qu'on observe sous les dents fonctionnelles ; en effet, il remarque qu'il y a une dentition incluse identique à la fonctionnelle et que les dents incluses ne se présentent pas toujours au même stade de développement sur chaque demi-mâchoire ; cependant, il met fortement en doute la possibilité d'un remplacement de la seconde par la première, et il conclut : « Rien jusqu'ici ne permet de croire que la dentition profonde des *Alestes* soit destinée à remplacer les dents superficielles. »

L'examen de plusieurs individus ramenés par l'un de nous (D.E.R.) du Niger a permis quelques observations intéressantes.

Un individu montre, à la mâchoire supérieure, des dents fonctionnelles gauches, en position définitive, et pas du tout usées ; en arrière de ces dents, il n'y a pas trace de dents de remplacement. Les dents fonctionnelles droites présentent, par contre, une usure nette et en arrière on peut voir des dents de remplacement parfaitement formées ; la même chose s'observe à la mandibule où les dents droites, usées, ont derrière elles une série de remplacement et où les dents gauches, très fraîches, n'en possèdent pas. Chez un autre individu, les dents supérieures sont également usées des deux côtés et les dents de remplacement présentent le même stade de développement des deux côtés.

Il ressort de ces observations que les « dents incluses » de Monod sont bien des dents de remplacement et que ce remplacement s'effectue d'un bloc par demi-mâchoire ou par mâchoire complète, symétriquement en haut et en bas. Ce mode de remplacement en bloc est certainement lié au caractère très spécialisé de la dentition et de l'occlusion. Le type de remplacement par demi-mâchoire a été observé par Roberts (1967) chez plusieurs genres sud-américains, en particulier chez *Brycon* qui est voisin d'*Alestes*. Il reste toutefois à expliquer pourquoi chez certains individus les dents se remplacent toutes en même temps alors que, chez d'autres, les dents sont remplacées par demi-mâchoire, d'un même côté.

Dents fossiles

Dents supérieures. — Les dents de la rangée externe sont très rares dans le matériel étudié. Cette rareté est liée à la petite taille de ces dents qui sont passées vraisemblablement à travers les tamis pour la plupart.

L'unique dent (pl. I, fig. 8) que nous ayons est assez haute, plus longue que large ; son tranchant oral est formé de trois cuspides alignées, la médiane étant plus développée que les latérales. La couronne est légèrement inclinée vers l'intérieur de la gueule. Le profil interne montre un renflement assez net qui semble caractéristique de la dent parasymphysaire chez *Alestes*. Le profil externe, convexe dans sa région supérieure, est rectiligne dans sa région inférieure. La limite externe de l'émail est marquée par un petit bourrelet qui rejoint le haut de la protubérance interne de la dent. La cavité pulpaire est allongée antéro-postérieurement et assez profonde.

Pour la rangée interne, on retrouve les mêmes types que chez *Alestes*, en dehors toutefois des dents postérieures.

II-1 : ces dents (pl. I, fig. 1-7), de forme subelliptique, sont environ deux fois plus longues que larges. Elles sont en général nettement plus hautes à l'arrière qu'à l'avant. Leur bord commissural est plus convexe que leur bord symphysaire. A l'avant, on observe un lobe assez bien individualisé, formé d'une à trois cuspides assez obtuses, avec cingulum externe à leur base ; ce lobe est séparé du bord symphysaire par un sinus plus ou moins étroit et profond qui fait communiquer la dépression centrale de la dent avec l'extérieur. La région postérieure porte une forte cuspide tranchante : le tranchant commissural est formé d'un alignement de six à sept cuspides assez basses avec, à leur base, un cingulum bien marqué. Le bord symphysaire est plus variable : il peut porter une cuspide assez massive et bien détachée entre le sinus antérieur et une dépression précédant la cuspide postérieure ; il peut aussi présenter quelques denticules rejoignant la cuspide postérieure à partir du sinus. Le profil postérieur de ces dents est plus ou moins oblique et l'usure, qui affecte surtout la partie postéro-commissurale, accentue encore les variations.

II-2 : ces dents (pl. I, fig. 9-14) sont de forme subtriangulaire et assez basses. Le tranchant, pratiquement continu — sauf dans la région antérieure où on observe un étroit sinus — entoure une dépression centrale plus ou moins profonde et à fond irrégulier. Le bord symphysaire est subrectiligne dans les dents de petite taille, légèrement convexe dans les dents de dimensions moyennes, et concave dans les plus grandes dents. Le tranchant symphysaire est formé de six à sept denticules bien individualisés, avec souvent hypertrophie du denticule situé à côté du sinus ; la cuspide principale postérieure est alignée avec la dépression du sinus, suivant une direction principale antéro-postérieure. Le bord commissural, plus développé, est formé d'un segment interne convexe et d'un segment externe rectiligne dans les petites dents, concaves dans les grandes, déterminant entre eux un angle voisin d'un angle droit. Ce tranchant commissural porte huit à dix denticules présentant à leur base un cingulum très net dans la région interne seulement. L'usure affecte surtout la région interne du bord commissural.

III-3 : ces dents (pl. II, fig. 15-20) latérales supérieures, nettement plus longues que larges, portent une dépression allongée suivant leur grand axe. Elles sont, en général, plus larges et plus hautes dans leur région postérieure. Le tranchant, de direction antéro-postérieure, rectiligne ou convexe, est formé d'un nombre important (dix à douze) de petits denticules alignés, avec une cuspide centrale légèrement plus importante. Le tranchant se recourbe à ses extrémités et rejoint le tranchant externe, interrompu dans sa région médiane par un large sinus mettant en communication la dépression de la couronne avec l'extérieur. Le tranchant externe est plus bas que l'interne. Les extrémités antérieure et postérieure des dents se relèvent. Le contour du bord labial (= externe) est sinueux : de part et d'autre d'une concavité médiane correspondant au sinus, on observe deux segments convexes correspondant au tranchant extérieur ; l'usure affecte la région interne des dents.

Il n'existe pas, dans notre matériel, de petites dents pouvant correspondre à II-4 d'*Alestes* ; ces dents ont peut-être échappé aux recherches à cause de leur petite taille ; toutefois il est possible que, chez la forme fossile, ces dents n'aient pas existé et qu'elles correspondent peut-être aux plus petites dents groupées avec II-3.

Dents inférieures. — Les dents de la mâchoire inférieure semblent moins différenciées que chez *Alestes* et, si on peut séparer des dents antérieures et des dents latérales, le passage des unes aux autres est graduel.

Les antérieures (pl. II, fig. 1-6) sont aussi longues que larges et assez massives ; leur bord oral est découpé par six à huit cuspides de forme triangulaire, dont une est beaucoup plus importante. Ces dents présentent une face externe très convexe transversalement, presque anguleuse au niveau de la cuspide principale. La couronne est assez fortement penchée vers l'intérieur de la gueule. Le profil interne est concave. La région symphysaire est plus réduite que la région commissurale. La partie postérieure est fortement rétrécie et forme une protubérance interne très saillante avec côtés concaves.

Dans les dents plus latérales (pl. II, fig. 13 et 14) la couronne s'étire transversalement, la dissymétrie s'accentue et le nombre des cuspides accessoires augmente : dans la région symphysaire on en compte deux à quatre, rarement cinq ; dans la région commissurale il y en a généralement six, parfois sept. La cuspide principale est large et bien détachée. La face externe de ces dents est légèrement convexe transversalement. Le profil externe est rectiligne ou très peu convexe, le profil interne est concave. La protubérance interne est plus large et moins bien individualisée que dans les dents antérieures ; elle est également plus oblique par rapport au tranchant oral. La base des dents est assez étroite et la cavité pulpaire bien développée.

Sur ces dents inférieures, l'usure affecte la région externe du tranchant.

Notre matériel ne contient pas de dents attribuables à la rangée interne.

Malgré les variations observées dans les dimensions de certaines dents d'une même catégorie, ils nous paraît plus prudent, pour l'instant, de grouper toutes les dents dans une même espèce. Les différences observées sont peut-être liées au fait que les séries successives de dents de remplacement n'étaient pas identiques morphologiquement, comme cela s'observe chez de nombreux Characidae actuels. De plus, on n'observe pas de différences significatives entre les lots des différents gisements.

La denture de la forme fossile est très proche de celle du genre actuel *Alestes*, cependant elle nous paraît beaucoup moins spécialisée. Chez *Alestes*, en effet, les dents sont plus coupantes et plus simples. Les cuspides, qui sont bien individualisées sur les dents fossiles, tendent à s'unir et à se réduire en nombre, en formant des lames tranchantes ; l'évolution des dents semble donc s'être faite dans le sens d'une simplification du dessin dentaire par fusion des cuspides pour former des tranchants faiblement dentelés.

En ce qui concerne le caractère évolué ou primitif des dents multicuspides, les avis sont partagés. Pour Gregory et Conrad (1938), il ne fait aucun doute que les Characidae à dents simples, coniques, sont primitifs. Pour d'autres auteurs (Myers, 1958 ; Roberts, 1967) ces dents coniques sont évoluées. Toutefois, il est bien évident qu'à une certaine époque, certainement reculée (Jurassique supérieur ou Crétacé inférieur) les ancêtres des Characidae devaient avoir des dents simples, coniques, et que l'acquisition de dents multicuspides ne s'est faite que secondairement en passant peut-être par un stade tricône (comme les dents supérieures extérieures d'*Alestes*) puis trigone (II-2 sup. d'*Alestes*). Le stade multicuspide, s'il est primitif (il est en particulier caractéristique des formes les plus généralisées du groupe, *Brycon* et *Alestes*), n'est certainement pas le plus primitif. Les variations importantes observées actuellement dans la dentition des différents groupes sont certainement liées à la radiation adaptative de ces Poissons qui ont occupé les nom-

breuses niches écologiques disponibles. Roberts (1967) considère les dents multicuspides d'*Alestes* comme des éléments complexes formés de cuspides coniques réunies les unes aux autres par une base solide. Les cuspides séparées, observées par Roberts dans les rangées de remplacement, correspondent aux premiers stades de minéralisation de la dent, qui s'effectue à partir de la cuspide (le même phénomène s'observe chez les Requins). Les dents d'*Alestes* sont donc, à notre avis, des éléments homogènes avec une couronne multicuspide émaillée et une cavité pulpaire, et non des éléments complexes.

Fig. 1

1. — Aire de distribution des Cyprinidae (d'après Tortonese, 1970).
2. — Aire de distribution des Characidae (d'après Bertin et Arambourg, 1958).
3. — Gisements à Characidae de l'Éocène inférieur français.

La découverte des plus anciens Characidae fossiles indiscutables dans la région paléarctique est extrêmement intéressante et pose le problème de l'origine et de la dispersion du groupe, problème qui a donné lieu, par ailleurs, à de nombreux travaux. Comme on le sait, les Cypriniformes, qui sont typiquement des poissons d'eau douce primaires, comprennent les Characoidei localisés à l'Afrique, à l'Amérique du Sud et à l'Amérique centrale et les Cyprinoidei que l'on trouve en Amérique du Nord, en Eurasie et en Afrique. La présence de genres d'une même famille à la fois en Amérique du Sud et en Afrique ne peut s'expliquer que par un centre de dispersion commun aux deux continents. C'est d'ailleurs l'hypothèse de Myers (1967) qui considère que les Ostariophyses en général, et les Characoidei en particulier, se sont différenciés dans une région formée par l'Amérique du Sud et l'Afrique, avant la disjonction des blocs du Gondwanaland (mais certainement après la

séparation de l'Australie et de l'Antarctique d'où sont absents les Cypriniformes). Cette différenciation remonte certainement loin dans le temps, peut-être même au Jurassique, sans qu'il soit possible d'apporter plus de précisions en l'absence de documents paléontologiques.

A partir de l'Afrique, certains Characidae ont pu passer en Asie, peut-être à la faveur de la régression Jurassique terminal-Crétacé inférieur, et là ont donné naissance aux Cyprinoidei dont le centre de dispersion est placé en Asie du Sud-Est, région qui renferme les faunes de Cyprinidae les plus riches et les plus variées. Les Cyprinidae ont ensuite envahi tout le domaine septentrional, l'invasion de la région néarctique, par le détroit de Bering, ayant eu lieu au Miocène, époque à laquelle apparaissent les Cyprinidae fossiles en Amérique du Nord. Le passage des Cyprinidae en Afrique est certainement plus tardif et s'est fait probablement à la faveur de la régression pontienne au cours de laquelle se sont établies des relations continentales Eurasie-Afrique qui ont permis des passages de faunes à sens unique, aucun vieux genre africain n'étant passé en Eurasie. L'absence de Characidae fossiles en Amérique du Nord, alors qu'on en connaît maintenant en Europe, reste toutefois difficile à expliquer car on sait qu'il y a eu des échanges de faunes continentales entre les deux régions.

Pour le Crétacé, nos connaissances des faunes sont toujours insuffisantes ; en ce qui concerne le Tertiaire, il est fort probable qu'une migration dans les deux sens s'est produite dès le Paléocène ancien, puis s'est prolongée de façon plus ou moins continue pendant la durée de cette époque. Nos données sur le Paléocène supérieur témoignent de l'existence de rapports avec l'Amérique du Nord, mais pas d'une migration intense. Par contre, le maximum d'échanges fauniques (au moins pour les Mammifères) fut atteint au début de l'Éocène inférieur ; ces échanges, presque complets, se sont brusquement interrompus avant le commencement de l'Éocène moyen ; le début de l'Oligocène a vu un bref et partiel rétablissement de cette liaison. Il est donc hautement probable que les Characidae se sont établis en Europe pendant la première moitié de l'Éocène inférieur : d'ailleurs aucun Characidae n'a encore été discerné dans le Paléocène supérieur, ni dans les faunes les plus anciennes de l'Éocène inférieur. Leur disparition a dû se produire avec l'Éocène moyen.

La découverte de ces Characidae européens, représentants attardés d'immigrants africains en Eurasie, ne modifie pas sensiblement les schémas sur la dispersion des Cypriniformes proposés par Myers et seuls des fossiles nouveaux pourront faire avancer la question.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cappetta, H., J.-L. Hartenberger, B. Sigé et J. Sudre, 1968. — Une faune de vertébrés de la zone de Cuis dans l'Éocène continental du Bas-Languedoc (gisement du Mas de Gimel, Grabels, Hérault). *Bull. BRGM*, 2e sér., nº 3 : 46-48.

Cockerell, T. D. A., 1919. — Some American Cretaceous fish scales, with notes on the classification and the distribution of Cretaceous fishes. *Prof. papers, U.S. Geol. Survey*, nº 120 : 165-188, pl. 31-37.

— 1921. — Some fossil fish scales from Peru. *Proc. U.S. natn. Mus.*, **59** : 19-20, fig. 1-7.

David, L. R., 1946. — Upper Cretaceous fish-remains from the western border of the San Joaquin Valley, California. *Publs Carnegie Instn, Wash.*, **551** : 81-112, 3 pl.

EASTMAN, C. R., 1917. — Dentition of *Hydrocyon* and its supposed fossil allies. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **37** : 757-760, pl. 84-87.

EIGENMANN, C. H., et G. S. MYERS, 1929. — The American Characidae. *Mem. Mus. comp. Zool.*, Harv., **43** (pt. 5) : 429-558, pl. 1-101.

FEUGUEUR, L., 1963. — L'Yprésien du Bassin de Paris (Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique). Paris, 568 p.

GÉRY, J., 1962. — Essai sur les affinités phylogénétiques des Agoniates et l'origine des Characidae à propos de la description d'une forme nouvelle de l'Amazone péruvienne : *Agoniates Podigesi*. *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.*, Bd. 60 : 265-284, 9 fig., pl. IV.

— 1969. — The fresh water fishes of South America. *Biogeography and Ecology in South America* : 828-848, 59 fig.

GOSLINE, W. A., 1944. — The problem of the derivation of the South-American and African fresh-water fish faunas. *An. Acad. Bras. Ciencas*, **16** (3) : 211-223.

GREENWOOD, P. H., 1959. — Quaternary fish-fossils (*In* : Exploration du Parc National Albert). *Inst. Parcs Nation. Congo Belge*, nº 4 : 1-80, pl. I-XIV.

GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN et G. MYERS, 1966. — Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **131** (4) : 341-355, 9 fig., 32 pl.

GREGORY, W. K., et G. M. CONRAD, 1938. — The phylogeny of the Characin fishes. *Zoologica*, N. Y., **23** (17) : 319-360, 37 fig.

JORDAN, D. S., 1907. — The fossil fishes of California with supplementary notes on other species of extinct fishes. *Univ. Calif. Publs, Bull. Dept. Geol.*, **5** (7) : 95-144, pl. 11, 12.

LOUIS, P., 1966. — Note sur un nouveau gisement situé à Condé-en-Brie (Aisne) et renfermant des restes de Mammifères de l'Éocène inférieur. *Ann. ARERS*, **4** : 108-118.

— 1970. — Note préliminaire sur un gisement de Mammifères de l'Éocène inférieur situé route de Broyes à Sézanne (Marne). *Ann. ARERS*, **8** (2) : 48-62.

MICHAUX, J., 1964. — Age des sables à Unios et Térédines (Éocène inférieur) d'Avenay (Marne) et leurs relations avec les sables du même nom des gisements classiques du Sud d'Épernay (Marne). *C. r. Soc. Géol. Fr.*, fasc. 3 : 103-104.

MONCHARMONT ZEI, M., 1970. — L'Ittiofauna degli scisti lignitici di Tremembé e di Taubaté (Stato di San Paulo, Brasile). *Rend. Acc. Sci. Fis. e Mat. Napoli*, **37** (4) : 1-20, pl. I-XIV.

MONOD, Th., 1950*a*. — Notes d'ichthyologie Ouest-africaine. 1. Dents incluses chez les Characidés du Niger. *Bull. IFAN*, **12** (1) : 1-19, 51 fig.

— 1950*b*. — Notes d'ichthyologie Ouest-africaine. 2. La position systématique du « Tinéni ». *Bull. IFAN*, **12** (1) : 20-49, fig. 52-101.

— 1950*c*. — Notes d'ichthyologie Ouest-africaine. 3. Sur la classification des Characidés africains. *Bull. IFAN*, **12** (1) : 49-71, fig. 102-110.

MYERS, G., 1958. — Trends in the evolution of teleostean fishes. *Stanford ichthyol. Bull.*, **7** (3) : 27-30.

— 1963. — The fresh-water fish fauna of North America. *Proceed. of the XVI Intern. Congress of Zool.*, Washington DC, **4** : 15-20.

— 1966. — Derivation of the fresh water fish fauna of Central America. *Copeia*, (4) : 766-773.

— 1967. — Zoogeographical evidence of the age of the South Atlantic Ocean. *Studies in Tropical Oceanography*, Miami, (5) : 614-621.

NICHOLS, J. T., 1930. — Speculation on the history of the Ostariophysi. *Copeia*, (4) : 148-151.

PITON, L., 1938. — Les Characinidae fossiles de Menat (Puy-de-Dôme). *Revue Scientif. du Bourbonnais et du Centre de la Fr.*, (3-4) : 98-104, 2 fig.

REGAN, T., 1922. — The distribution of the fishes of the order Ostariophysi. *Bijdr. tot de Dierk., Feest-Num. Max Weber*, Amsterdam, **22** : 203-208.

ROBERTS, T. R., 1967. — Tooth formation and replacement in Characoid fishes. *Stanford ichthyol. Bull.*, **8** (4) : 231-247, 7 fig.

ROWNTREE, W. S., 1906. — On the dentition of the Characinoid genus *Piabuca* : a new generic character. *Ann. Mag. nat. Hist.* : 240-243, 2 fig.

RUSSELL, D. E., 1967. — Sur *Menatotherium* et l'âge paléocène du gisement de Menat (Puy-de-Dôme). *In* : Problèmes actuels de Paléontologie (Évolution des Vertébrés). Colloques Internationaux du Centre national de la Recherche scientifique, n° 163 : 483-490, 2 pl.

SCHAEFFER, B., 1947. — Cretaceous and Tertiary actinopterygian fishes from Brazil. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **89** (1) : 5-39, 6 fig., pl. 1-7.

SILVA SANTOS, R. DA, 1946. — Una nova espécie de characídeo do terciário Maranhão, Brasil. *Notas prelim. Estudos, Div. Geol. Min.*, Rio de Janeiro, **28** : 1-18, pl. 1-4.

SILVA SANTOS, R. DA, et H. TRAVASSOS, 1955. — Caracidéos fosseis da Bacia do Paraiba. *An. da Acad. Brasileira de Ciê.*, **27** (3) : 297-322, pl. I-VII.

— 1956. — *Procharax* um novo gênero fossil de caracideo dos Folhelhos de Nova York, estado do Maranhão. *An. da Acad. Brasileira de Ciê.*, **28** (2) : 189-193, 1 pl.

SMITH, A. G., et A. HALLAM, 1970. — The fit of the Southern continents. *Nature, Lond.*, B.G., **225** (5228) : 139-144, 2 fig.

WEILER, W., 1926. — Mitteilungen über die Wirbeltierreste aus dem Mittelpliozän des Natrontales (Ägypten). 7. Selachii und Acanthopterygii. *Sber Akad. Wiss. Wien* : 317-340, 2 fig., pl. I-III.

WEITZMAN, S. H., 1960. — The systematic position of Piton's presumed Characid fishes from the Eocene of Central France. *Stanford ichthyol. Bull.*, **7** (4) : 114-123.

— 1960. — Further notes on Characid fossils. *Stanford ichthyol. Bull.*, **7** (4) : 215-216.

— 1962. — The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford ichthyol. Bull.*, **8** (1) : 1-77, 21 fig.

WHITE, E. I., 1937. — The fossil fishes of the terraces of lake Basumtwi, Ashanti (*in* : The Geology of the Bosumtwi Caldera and surrounding country). *Gold Coast Geol. Surv.*, n° 8 : 47-58, 12 fig.

WOODWARD, A. S., 1898. — Consideraçoes sobre alguns peixes Terciarias des Schistos de Taubaté, Estado de S. Paulo, Brazil. *Rev. Mus. Paulista*, São Paulo, **3** : 63-80, pl. 1-7.

Manuscrit déposé le 10 janvier 1972.

PLANCHE I

Fig. 1-7. — Dents parasymphysaires supérieures de la rangée interne (II-1). × 9.
1, 2 et 5 : face occlusale ; 3 et 7 : profil symphysaire ; 4 et 6 : profil commissural.
Fig. 8. — Dent antérieure supérieure de la rangée externe, face externe. × 9.
Fig. 9-14. — Dents antérieures supérieures de la rangée interne (II-2). × 9.
Dents en vue occlusale.
Fig. 15-20. — Dents latérales supérieures de la rangée interne (II-3 et peut-être II-4). × 9.
Dents en vue occlusale, sauf fig. 16, vue labiale.

Toutes les dents de cette planche proviennent de Sézanne-Broyes.

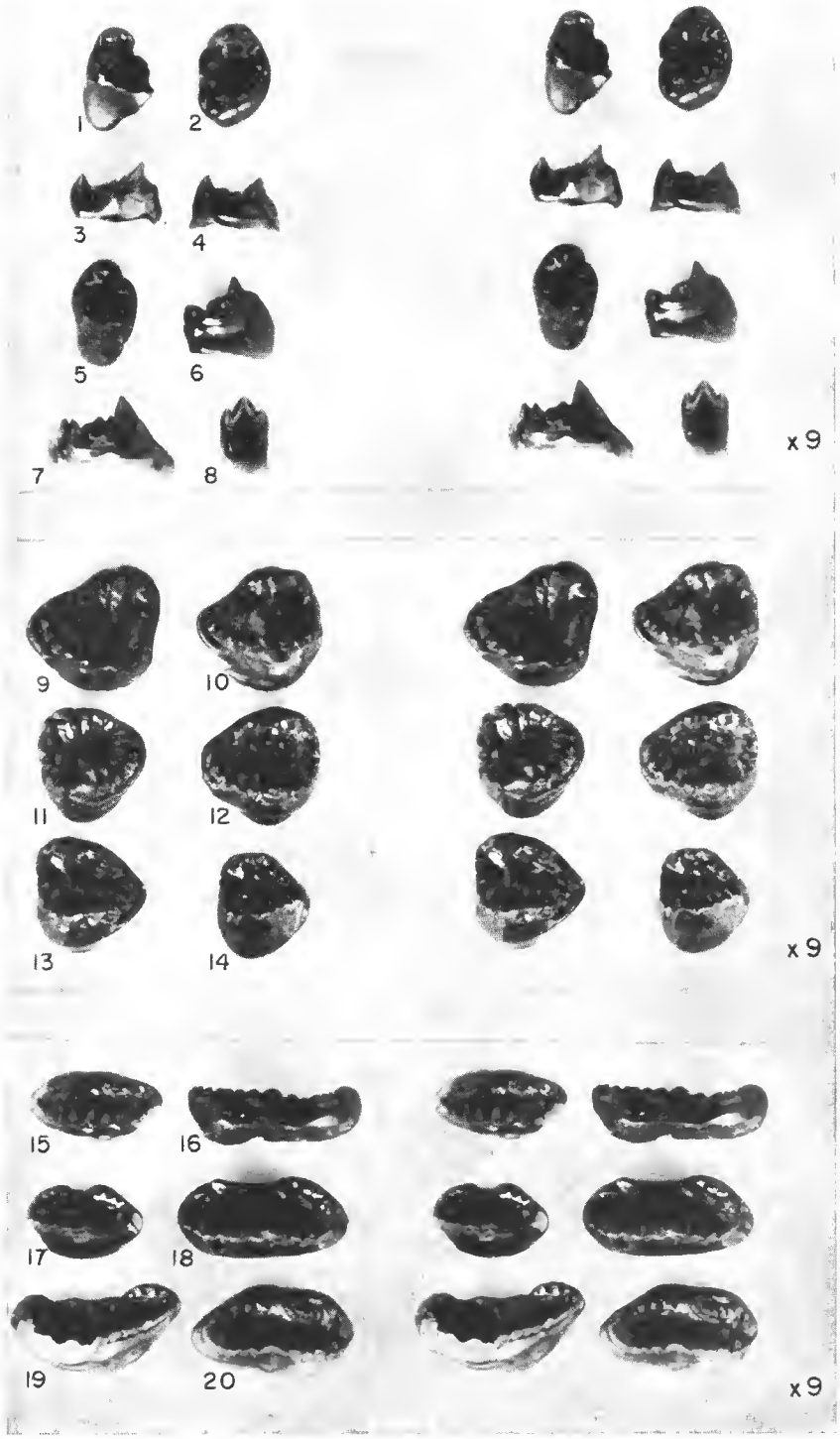


PLANCHE I

PLANCHE II

Fig. 1-6. — Dents antérieures inférieures de la rangée externe. × 9.
1, 3 et 4 : vue occlusale ; 2 : vue labiale ; 5 : profil commissural ; 6 : vue linguale.

Fig. 7-12. — Dents latérales inférieures de la rangée externe. × 9.
7, 10 et 12 : vue occlusale ; 8 : vue labiale ; 9 et 11 : vue linguale.
Toutes ces dents proviennent de Sézanne-Broyes.

Fig. 13 et 14. — Mâchoires supérieures d'*Alestes* actuel en vue de 3/4 interne. (Sur la figure 14, les dents parasymphysaires de remplacement de la rangée interne sont tombées lors de la préparation de la pièce.) × 2.

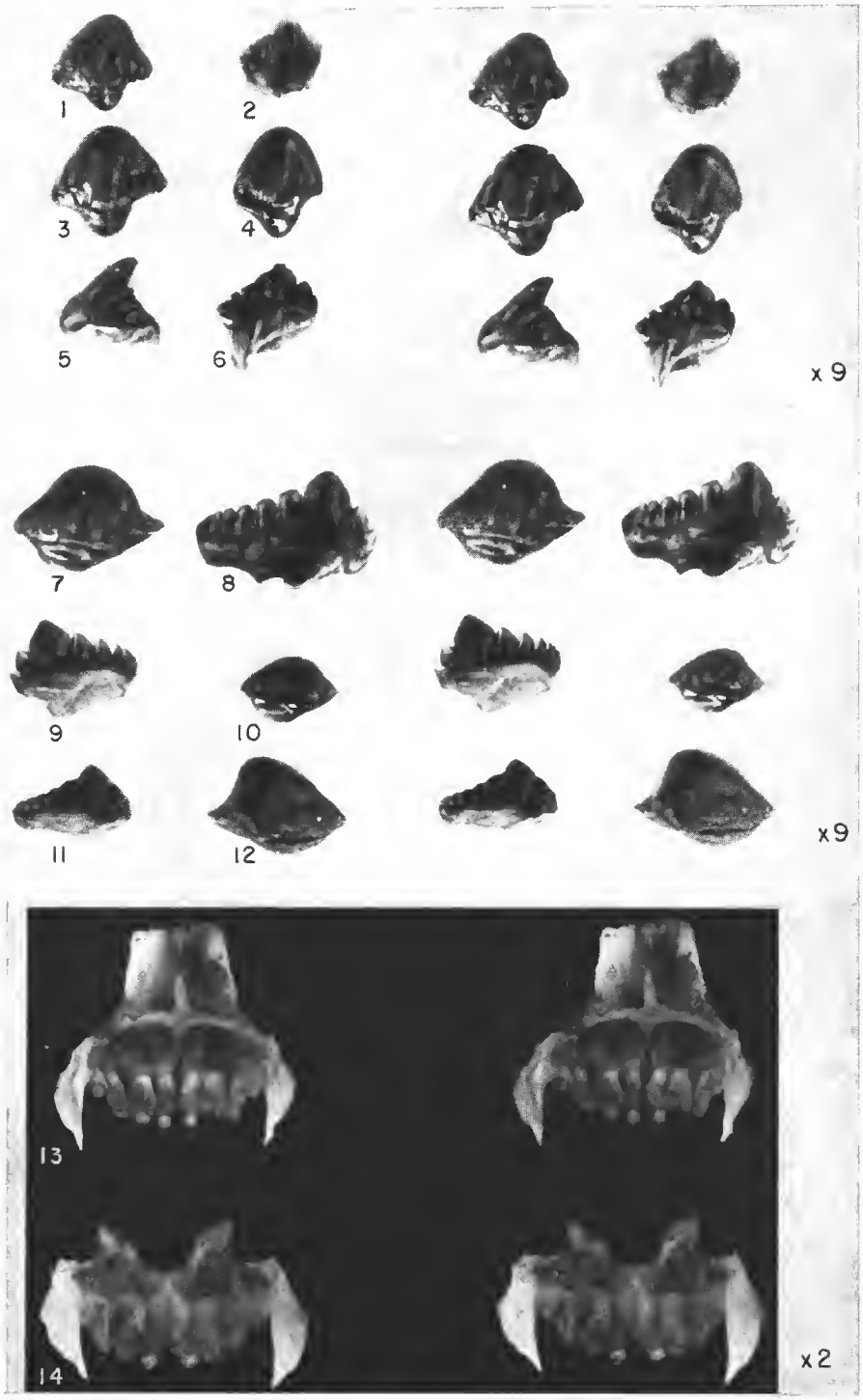


PLANCHE II

Bull. Mus. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 51, mai-juin 1972,
Sciences de la Terre 9 : 37-52.

Achevé d'imprimer le 30 décembre 1972.

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 002 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

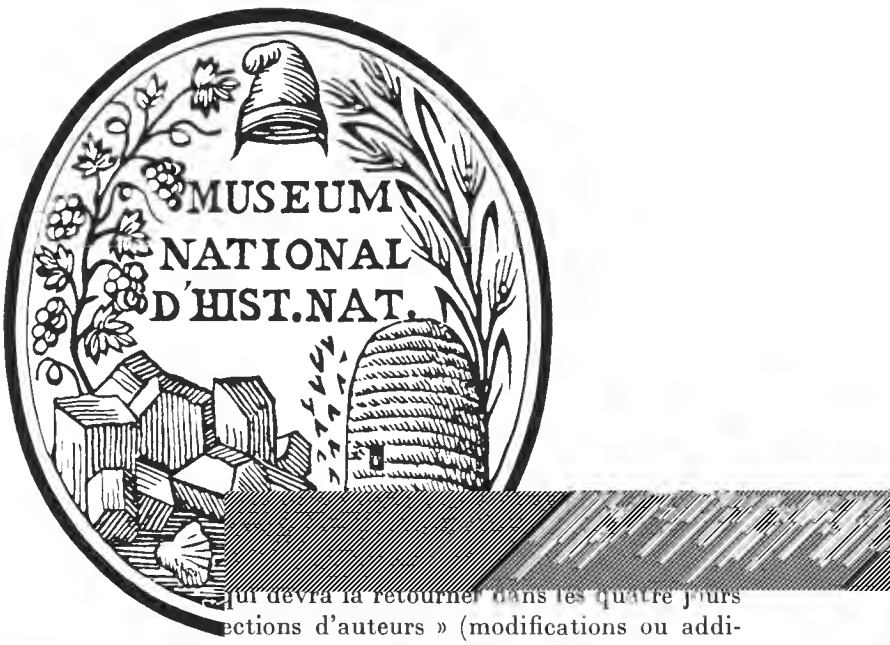
Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.



qui devra la retourner dans les quatre jours ections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.